N° 24. **Hans Steiner,** Zürich. — Einige tiergeographische Aspekte zur Frage der modifikatorischen oder genotypischen Differenzierung der Coregonen in den Gewässern des Alpennordrandes. Mit 1 Abb. und 2 Karten im Text.

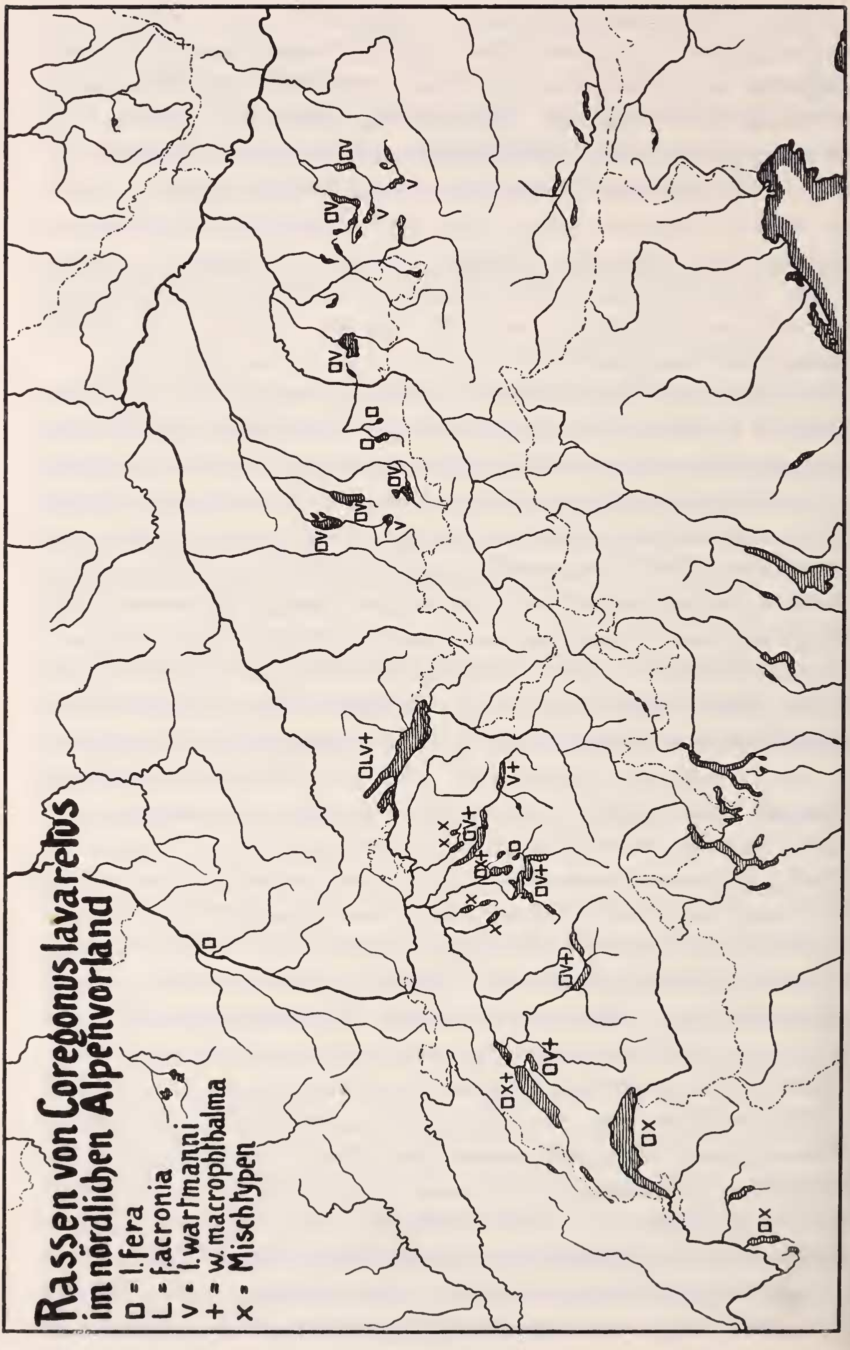
Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Systematisch schwierig zu beurteilende Gruppen deuten auf das Vorliegen besonderer Verhältnisse hin. So undankbar zunächst die Beschäftigung mit ihnen erscheint, reizen die durch sie gestellten Probleme immer wieder dazu an durch neue Untersuchungen und Auswertung neuer Erkenntnisse ihrer Lösung näher zu kommen. Eine solche schwierige Gruppe bilden seit jeher die Salmoniden, insbesondere ihre Felchengattung *Coregonus.* Nachdem in letzter Zeit von verschiedener Seite aus das „Artenproblem" innerhalb dieser, besonders für die Randseen des Alpennordfusses eigentümlichen Gattung von Süsswasserfischen erneut in Angriff genommen wurde (Wagler, Steinmann), mögen nachfolgend einige tiergeographische Überlegungen zum ganzen Fragenkomplex bekannt gegeben werden.

Zunächst ist zu sagen, dass vom zoogeographischen Gesichtspunkte aus die Frage nach der Entstehung neuer Arten und damit im Zusammenhang nach ihrer systematischen Bewertung in erster Linie eine Angelegenheit der wirksamen Isolationsmechanismen ist, in zweiter Linie eine solche stattgefundener Anpassungen (Oekologismen) und ihrer Verursachung. Die wirksamste Isolation ist die räumliche, geographische Trennung; sie führt zur systematisch einwandfreien Rassendifferenzierung (geographische Subspeziesbildung) und, genügende Zeit vorausgesetzt, zur eigentlichen Speziesbildung. Es handelt sich hierbei auch stets um das Auftreten genotypischer und durch die Selektion fixierter neuer Merkmale. Sehr viel schwieriger wird die Beurteilung der Bildung neuer Arten, wenn die geographische Isolation fehlt, wobei jedoch daran zu erinnern ist, dass auch bei den meisten der bisher nachgewiesenen übrigen sog. ökologischen oder biologischen Isolationsmechanismen eine räumliche Trennung neuerstehender Rassen durch ihre diver-

gierenden Anpassungstendenzen eingeleitet wird. Einzig bei geschlechtlicher und genetischer Isolation (Bastardsterilität) fehlt, wenigstens in der Initialzeit, die räumliche Trennung vollständig. Es ist deshalb sehr fraglich, ob sie für sich allein, ohne gleichzeitige oder nachfolgende somatische Mutationen von selektiver Bedeutung, zur Entstehung neuer Rassen und Arten führen können. Denn dies würde bedeuten, dass in ein und demselben Lebensraume (Biotope) zwei oder gar mehrere, einander vollkommen gleichwertige Arten aus einer Ursprungsart entstehen können (sog. sympatrische Artbildung nach E. Mayr), wofür einwandfreie Beispiele bis heute fehlen.

Wie lassen sich diese Probleme nun mit Bezug auf die Coregonen darstellen? Wenn es in jedem See nur eine einzige Form eines Felchens gäbe, wäre dies ein klassisches Beispiel für die Wirksamkeit der geographischen Isolation, wobei es dem Ermessen jedes Einzelnen überlassen bleiben könnte, ob er von verschiedenen Rassen oder Arten in den verschiedenen Seebecken sprechen möchte. Nun aber verhält es sich so, dass in den meisten grösseren Seen mindestens zwei, manchmal auch mehr „Rassen" oder „Arten" vorkommen (Karte 1). Ihr Nachweis und die Frage nach ihrer Entstehung bilden den Kern der sog. Coregonenfrage. Wenn in den ersten Zeiten der systematischen Durchforschung die älteren Autoren nur zu geneigt gewesen sind, jede abweichende Form jedes Gewässers als gute „Art" zu klassifizieren, gehen die Ansichten der neueren Forscher eher dahin, nur einige wenige Stammformen oder Grundtypen anzuerkennen (Fatio, Wagler), wobei in allerneuester Zeit immer mehr darauf hingewiesen wird, dass zwischen diesen Grundtypen Übergänge existieren, welche ihre Unterscheidung illusorisch machen (Steinmann). Damit im Zusammenhang stehen die verschiedenen Auffassungen, welche die Betreffenden über die Entstehung der verschiedenen Felchenformen vertreten: gute Arten einerseits oder andererseits lediglich Anpassungsformen (Oekotypen) ein und derselben Art. Im Besonderen unterscheidet Wagler in Anlehnung an Fatio und unter spezieller Berücksichtigung der Verhältnisse im Bodensee vier verschiedene Arten: 1. *Coregonus fera* (Sandfelchen), 2. *C. acronius* (Kilch), 3. *C. wartmanni* (Blaufelchen) und 4. *C. macrophthalmus* (Gangfisch), während Steinmann nur eine einzige Felchenart *C. lavaretus* anerkennt, von welcher die in jedem See in konvergenter Entwicklung unter Ausnützung



KARTE 1.

V[illegible] d[illegible] Felchen in den Seen des Alpennordrandes. (Kartenunterlage Schweiz. Mittelschulatlas).

der verschiedenen Biotope entstandenen und unter den verschiedensten Bezeichnungen (Sandfelchen, Balchen, Kropfer, Blaufelchen, Albeli, Gangfische, etc.) unterschiedenen Anpassungsformen abzuleiten sind. Im Einzelnen kann hier auf die Ansichten, welche über die Entstehung entweder der guten Arten oder der Biotypen entwickelt wurden, nicht näher eingetreten werden. Es sei lediglich hervorgehoben, dass auch Steinmann, obwohl er eine von einander unabhängige konvergente Entwicklung der verschiedenen Anpassungstypen in den verschiedenen Seebecken annimmt, dieselben nicht blos als modifikatorische Anpassungsformen bezeichnet, sondern als durch besondere Isolationsmechanismen (Schwarmbildung, Verzwergung) genotypisch verankerte Rassen. Eine Entscheidung darüber, welche Ansicht den tatsächlichen Verhältnissen eher entspricht, ist heute noch kaum zu fällen, da viele Fragen weiterer Abklärung bedürfen.

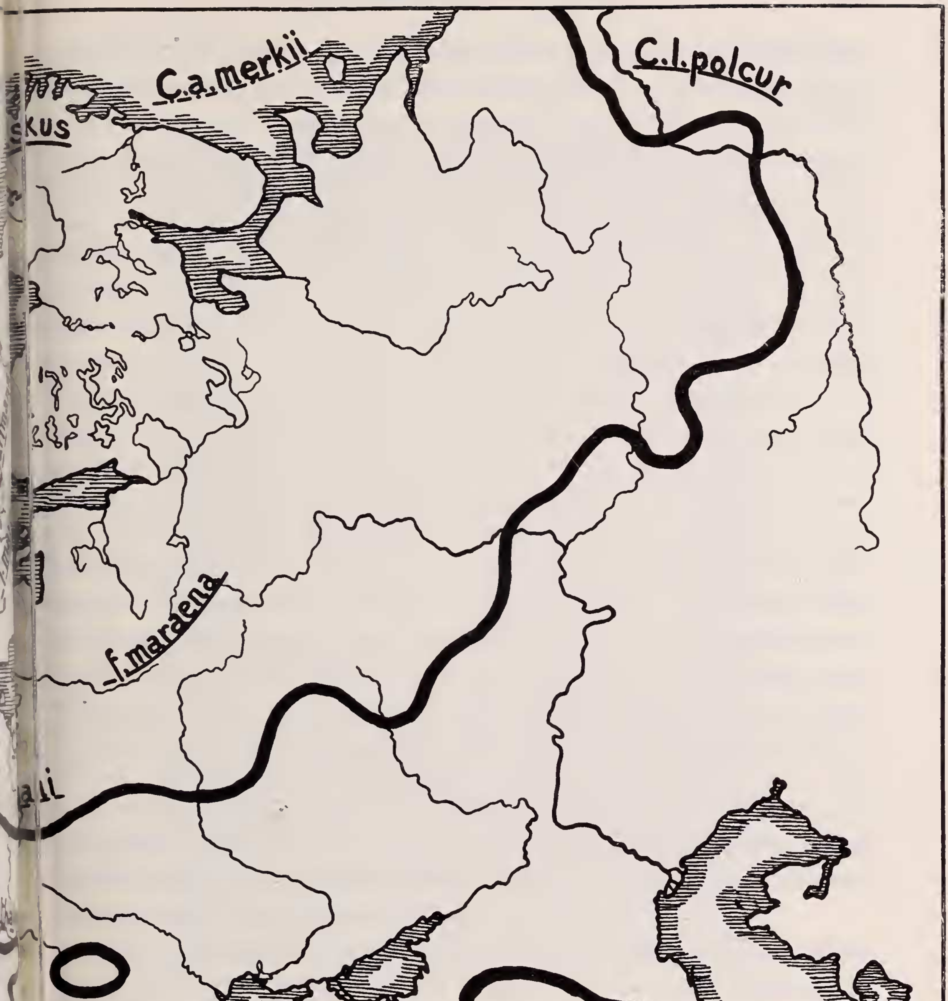
So sei z. B. darauf hingewiesen, dass, wenn schon für eine konvergente körperliche Merkmalsbildung die Anpassung an bestimmte Lebensbezirke eine plausible Erklärung geben kann, diese bei anderen Eigenschaften versagt, weil die betreffenden Felchenformen in manchen anderen Merkmalen (z. B. temporäre Wanderungen, Laichort und Laichzeit) durchaus keine konvergente Übereinstimmung aufweisen. Merkwürdig und mit der Annahme der Entwicklung konvergenter Formen nicht ohne weiteres in Übereinstimmung zu bringen ist die Tatsache, dass nicht in allen Seen, auch nicht in den grossen und grössten, deren Biotope einander doch weitgehendst entsprechen, die gleichen und gleichvielen Felchenformen vorkommen (vgl. Karte 1). Dagegen scheint durchgehendst das Auftreten von zwei Typen nachgewiesen zu sein: ein Bodenfelchentypus, mit den Ernährungsmerkmalen (unterständiges Maul, geringere Kiemenreusendornen) und Laichgewohnheiten (am flachen Ufer) der Sandfelchen und ein Schwebfelchentypus mit den entsprechenden Merkmalen des Blaufelchens (Planktonfresser, endständiges Maul, grössere Anzahl von Kiemenreusendornen, Freiwasserlaicher). Eigentümlich ist ferner, dass, wenn wir die gesamte Verbreitung der Felchen in den Seen des Alpennordrandes betrachten, gerade nur in den zum Rhein gehörenden Seen mehr als zwei Typen auftreten, während in der westlichen Randzone (Genfersee u. Lac de Bourget) und in dem östlichen Verbreitungsbezirk (österreichisch-bayrische Seen) nur die erwähnten zwei Formen vorzukommen

scheinen. In kleineren Seen kommt immer, wenn überhaupt, nur eine Felchenform vor; sie weist meistens Charakterzüge der beiden erwähnten Typen auf, so dass an einen durch Verbastardierung derselben erzeugten Mischtypus erinnert wird. Doch auch in den grösseren Seen, namentlich der beiden Randbezirke, besitzt eine der beiden vorkommenden Felchenformen häufig einen Mischcharakter (z. B. die Gravenche des Genfersees und *C. steindachneri* des Traunsees). Da eine genetische Isolation der verschiedenen Felchenformen noch keineswegs besteht, lassen gerade diese Erscheinungen an das ursprüngliche Vorkommen und Einwandern zweier verschiedener Felchenformen denken, welche in dem eingeengten Lebensraum kleinerer Seen nebeneinander nicht bestehen konnten und wegen der fehlenden räumlichen und biologischen Isolation zu Mischtypen verschmolzen.

Vom zoogeographischen Gesichtspunkt aus drängt sich damit eher die Deutung auf, dass die Mannigfaltigkeit der Felchenformen in den Gewässern des Alpennordrandes auf zunächst zwei genotypisch verschiedene Grundtypen zurückgeführt werden kann, welche allerdings einander so nahe stehen, dass ihre artliche Trennung kaum gerechtfertigt erscheint. Wenn wir noch einen Blick auf das übrige Verbreitungsgebiet der Coregonen in Europa werfen (Karte 2), dann fällt auf, dass wir dem Typus des Sandfelchens im Norden wieder begegnen, sogar in der ursprünglichsten Form des aus dem Meere einwandernden anadromen Wanderfelchens *C. lavaretus*, das nun durch geographische Isolation heute im Meere deutlich verschiedene Rassen entwickelt hat (*oxyrhynchus*, *lavaretus*, *sikus*, *polcur*, weitere Rassen in Sibirien und Nord-Amerika). Stationär geworden in den nordeuropäischen Seen hat es die Rasse der grossen Maräne entwickelt. Daneben findet sich von England über die norddeutsche Seenplatte bis nach Skandinavien aber auch der Blaufelchentypus und endlich, abweichend von den Alpenseen, ein dritter, sehr gut charakterisierter Typus mit oberständigem Maul und sehr hoher Anzahl von Kiemenreusendornen, die kleine Maräne *C. albula*, welche circumpolar wiederum als anadromer Wanderfisch in Erscheinung tritt. Sie stellt unverkennbar eine Weiterdifferenzierung des Schwebfelchentypus dar, dessen Merkmale nunmehr gegenüber *C. lavaretus* so gegensätzlich entwickelt sind, dass der Rassenkreis von *C. albula* sogar zum Rang einer besonderen Unter-Gattung *Argyrosoma* erhoben worden ist. Und



Verbreitung des Rassenkr
(Kartenunter
——— l. lavaretus ;



eg us lavaretus L. in Europa.
M telschulatlas).
rtr nni ; –·–·– albula .

sind, soll zum Schluss noch am Habitus ihrer eben geschlüpften Jungen gezeigt werden (Abb. 1). Von den drei heute im Zürichsee

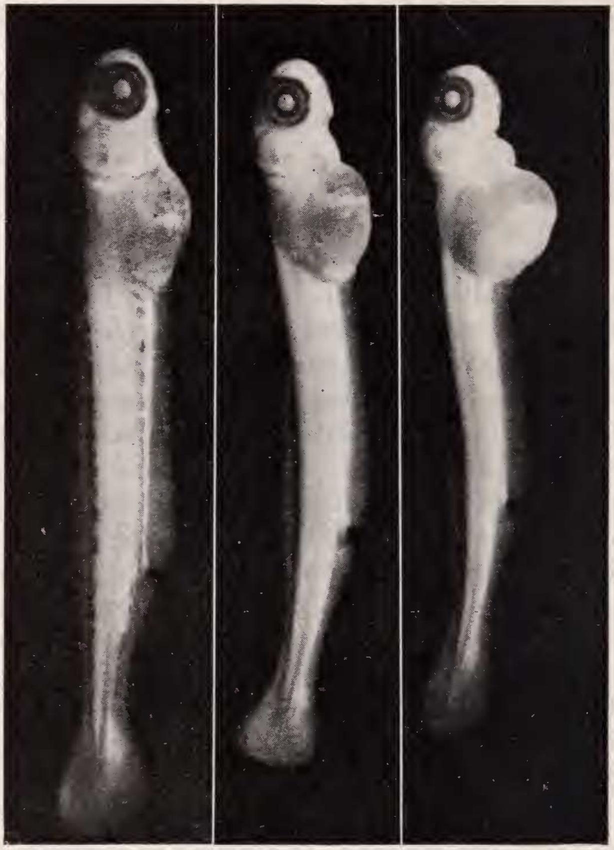


ABB. 1.
Frischgeschlüpfte Jungfische der drei Zürichsee-Felchenrassen.
links: Sandblaulig *(C. l. duplex)*.
mitte: Albeli *(C. l. maraenoides)*.
rechts: Blalig *(C. l. dolosus)*.

unterscheidbaren Felchenformen, welche dem Typus des Sandfelchens (Sandblaulig), Schwebfelchens (Albeli) und Gangfisches (Blalig) entsprechen, zeigen die frischgeschlüpften Jungfische folgende Unterschiede [1]:

[1] Das Untersuchungsmaterial wurde von der Fischbrutanstalt in Stäfa zur Verfügung gestellt. Ihrem Verwalter, Herrn Studer, sei für seine Hilfe bestens gedankt.